

c. T. Hérold

# L'amélioration du cotonnier

## *Gossypium hirsutum*

### par hybridation interspécifique :

### utilisation des espèces

### *G. barbadense* et *G. stocksii*\*

par J. SCHWENDIMAN \*\*

#### RÉSUMÉ

Afin de créer des variétés nouvelles adaptées aux particularités écologiques de la culture cotonnière en Afrique tropicale, il a été examiné divers aspects du problème consistant à remanier *Gossypium hirsutum* par introgression de matériel génétique provenant d'autres espèces, cultivées (*G. barbadense*) ou sauvages (*G. stocksii*) dans le cas présent.

Le choix approprié de plantes dans la génération  $F_2$  du croisement entre *G. hirsutum* et *G. barbadense* permet, uniquement par filiation généalogique, mais moyennant certaines contraintes, d'obtenir la stabilisation de lignées hybrides. Celles-ci montrent une diversité génétique considérable ; huit lignées représentatives de la dispersion de la collection obtenue sont décrites et comparées. A l'aide de gènes marqueurs, on a montré l'existence de ségrégations anormales (excès de phénotype récessif) et d'associations préférentielles (en faveur des formules parentales). L'infécondité des lignées hybrides est due à des taux parfois élevés d'avortement des ovules, conséquences d'échecs à la fécondation ; ceux-ci résultent de barrages, qui s'opposent à la germination du pollen ou à la progression des tubes polliniques. Le déterminisme génétique de la fertilité est expliqué par la mise en œuvre de peu de différences géniques, avec des effets mutuels de répression entre les gènes issus des deux espèces parentales, assurant l'isolement reproducteur de celles-ci. Une étude de l'hérédité de certains caractères quantitatifs importants, par la voie des croisements dialèles, a montré l'importance de l'aptitude générale à la combinaison, la présence d'allélisme multiple, de linkage et d'épistasie. Une synthèse du contrôle génétique a été établie pour chaque caractère. Diverses considérations amènent à penser que les lignées hybrides se comportent comme des entités spécifiques.

Les manipulations génétiques effectuées lors du croisement entre *G. hirsutum* et *G. stocksii* ont permis d'analyser la descendance d'une plante trisomique double (26 II *hirsutum* + 2 I *stocksii*) fertile et vigoureuse. Tous les types caryologiques prévisibles ont été rencontrés (à une exception), chacun d'eux correspondant à un phénotype particulier. Les chromosomes surnuméraires restent actifs, mais à l'action propre de chacun d'eux se superpose une interaction lorsqu'ils coexistent. Ils ne maintiennent toutefois pas systématiquement l'intégrité de leurs structures et de leurs fonctions lors de leur passage à travers la méiose. Toutes les constitutions aneuploïdes montrent un désavantage au point de vue de la fécondité, et possèdent des caractères agronomiques défavorables. Plusieurs races d'addition disomique ont été obtenues, où *G. hirsutum* se voit augmenté de chromosomes des espèces sauvages *G. anomalum* ou *G. stocksii* ; certaines d'entre elles pouvant être mises en parallèle ont été confrontées et l'analyse caryologique de la  $F_1$  a été faite comparativement à celle des races d'addition parentales. Cette analyse a révélé que : l'appariement du bivalent surnuméraire est généralement atténué ; certains chromosomes *anomalum* ou *stocksii* sont parfaitement interchangeables ; la conjugaison de la paire hybride de chromosomes en surnombre varie selon les chromosomes en cause. La validité du taux d'appariement est discutée, en tant qu'indice pour tester les affinités chromosomiques chez les hybrides d'espèces.

#### INTRODUCTION

Quatre espèces du genre *Gossypium* L. (famille des Malvacées) constituent le groupe des cotonniers

cultivés, caractérisés par la présence sur la graine de poils celluloseux utilisés par l'industrie textile.

\* Cet article correspond à l'exposé fait par l'auteur lors de la soutenance d'une thèse de Doctorat d'Etat à Orsay, le 20 janvier 1978. En conséquence, seuls quelques faits expérimentaux seront ici décrits. Par contre, la synthèse a été établie à partir des résultats complets

dont on trouvera le détail dans le mémoire publié par l'auteur sous le même titre.

\*\* Laboratoire de Cytogénétique, Centre de Recherches du GERDAT, avenue du Val-de-Montferrand, 34032 MONTPELLIER Cedex, B.P. 5035.

*G. herbaceum* L. et *G. arboreum* L. donnent le coton dit indien, à fibres courtes et épaisses. *G. barbadense* L. fournit le coton égyptien, dont les fibres longues et fines sont l'objet d'une utilisation spéciale. Enfin, *G. hirsutum* L., à caractéristiques de fibre le plus souvent intermédiaires, représente l'espèce dont l'extension culturale est actuellement la plus vaste (environ 95 % de la production mondiale de fibre).

On trouve aussi une trentaine d'espèces sauvages dont l'indument séminal est impropre à tout usage textile. Leur nomenclature est encore sujette à révision : d'une part, les taxonomistes peuvent être amenés à inclure dans *Gossypium* des taxons précédemment rattachés à d'autres genres ; d'autre part, les prospections botaniques ont permis d'enrichir le genre d'espèces récemment découvertes dans certaines régions désertiques, du Mexique et de l'Australie notamment.

On envisage ainsi l'origine du genre *Gossypium* : un phylum ancestral présent en Afrique centrale et actuellement disparu, se serait ultérieurement scindé en six génomes A, B, C, D, E, F, par suite d'un isolement géographique prolongé. Ces génomes constituent la garniture chromosomique d'une trentaine d'espèces diploïdes à  $2n = 2x = 26$  chromosomes.

L'événement marquant de l'évolution du genre concerne l'apparition des cotonniers tétraploïdes (*G. hirsutum* et *G. barbadense* notamment) à  $2n = 4x = 52$  chromosomes. Il s'agit d'amphidiploïdes, résultant du croisement spontané entre deux espèces diploïdes appartenant, l'une au génome A (cotonniers cultivés asiatiques), l'autre au génome D (cotonniers sauvages américains), croisement suivi du doublement du nombre de chromosomes.

La présence en Afrique occidentale de cotonniers cultivés appartenant au type *G. hirsutum* race *punctatum* remonte à la fin du XVII<sup>e</sup> siècle. Ils provenaient d'Amérique centrale, centre d'origine de l'espèce. Mais ce n'est qu'avec l'introduction, vers le XIX<sup>e</sup> siècle, de la variété dite « Allen long staple » (*G. hirsutum* race *latifolium*) qu'un pas décisif a été franchi en ce qui concernait les réelles possibilités de culture cotonnière (HUTCHINSON, 1955). Cette variété fait partie d'un groupe de cotonniers mexicains qui connut une grande faveur dans le « Cotton Belt » américain avant l'invasion du charançon de la capsule.

Introduit en Afrique tropicale vers 1890, l'Allen se montra fort bien adapté à ce nouvel environnement, tout en subissant d'importants changements génétiques, peut-être dus à des croisements naturels avec des *G. punctatum* locaux.

En conséquence, ce matériel a été utilisé avec succès comme point de départ de l'amélioration du cotonnier et fut à l'origine des principales variétés diffusées en Afrique. Vers le milieu de ce siècle, il devint toutefois évident qu'il faudrait recourir à des sources génétiques supplémentaires, pour obtenir les variétés très améliorées qu'exigeaient les progrès de l'agronomie et les besoins nouveaux de l'industrie textile, la concurrence des fibres de synthèse néces-

sitant que le matériel végétal présente des caractéristiques de plus en plus élevées.

Le laboratoire de Cytogénétique de l'I.R.C.T. a entamé, il y a une vingtaine d'années, des études précises sur le problème de l'hybridation introgressive, études centrées sur l'importante espèce cultivée *G. hirsutum*. Dresser un rapide bilan des voies explorées et des résultats obtenus par nos prédécesseurs permettra de comprendre dans quelle mesure les travaux que nous exposerons s'intègrent à ces axes de recherches et comment nos propres résultats viennent compléter certains des points déjà acquis.

L'hybridation des deux espèces cultivées, *G. hirsutum* et *G. barbadense*, paraît l'une des voies les plus prometteuses. Il est tentant de cumuler chez un hybride les potentialités de rendement élevé de l'une et les associations de belles caractéristiques de fibre de l'autre, d'autant que le croisement n'offre pas d'obstacles au niveau caryologique. Malgré les multiples tentatives, la création de formes intermédiaires avait pratiquement toujours échoué. KAMMACHER (1965) a repris l'étude fondamentale de ce croisement. Il a ainsi confirmé l'homologie des chromosomes des deux espèces, proposé une explication des anomalies de fertilité constatées dans la descendance, mais a surtout démontré qu'il devait être possible d'obtenir des génotypes stables qui ne soient pas nécessairement une restitution des formules parentales.

Une structure génétique analogue à celle du type ancestral de *G. hirsutum* a été reconstituée, par la confrontation des génomes A et D avec leurs homologues encore présents aujourd'hui chez les espèces diploïdes cultivées asiatiques (type A) et sauvages américains (type D). Comme pour le croisement cité plus haut, la création d'un tel matériel offre des possibilités de recombinaison par allosyndèse. La descendance de l'un des triple-hybrides synthétiques réalisés, *G. hirsutum* × *G. arboreum* × *G. raimondii*, a été l'objet d'études théoriques, consacrées pour l'essentiel aux problèmes liés à l'isolement reproducteur des espèces de *Gossypium* et aux moyens qu'il faut mettre en œuvre pour surmonter les obstacles rencontrés (KAMMACHER, 1965). Les hybrides ainsi obtenus constituent maintenant une importante fraction du matériel sélectionné en Côte d'Ivoire, et nous avons participé à une analyse du comportement des principales variétés (LEFORR et SCHWENDIMAN, 1974).

L'usage comme source d'introgression de génomes (B, C, E ou F) non ancestraux des allotétraploïdes naturels de *Gossypium* pose un problème très différent des cas précédemment évoqués. En effet, leurs chromosomes n'ont que peu ou pas d'affinités avec ceux des cotonniers comme *G. hirsutum*, de sorte que les échanges de matériel génétique entre génomes ne peuvent que très secondairement reposer ici sur l'allosyndèse. POTSSON (1970) a consacré à ce problème une série d'études, fondées sur l'analyse du croisement entre *G. hirsutum* et *G. anomalum* (génome B). Il a montré la possibilité de réaliser des additions et des substitutions en opérant à partir de chromosomes isolés de *G. anomalum*, dont l'incor-

poration s'accompagne de modifications caractéristiques du phénotype chez les individus receveurs.

Lors de notre intégration à l'équipe constituant le laboratoire de Cytogénétique parmi les recherches que nous venons d'évoquer, certaines étaient en cours d'analyse, d'autres en voie d'achèvement. C'est ainsi que nous avons été amené à prendre en charge certaines études expérimentales sur le croisement entre *G. hirsutum* var. Allen et *G. barbadense* var. Mono, à partir de la génération  $F_2$ ; il restait, d'autre part, à approfondir les possibilités d'introgression de matériel génétique en provenance d'espèces diploïdes considérées comme éloignées de *G. hirsutum* et, pour ce faire, nous avons choisi l'espèce *G. stocksii*, appartenant au génome E.

Bien que, dans un cadre où les phénomènes sont basés sur une recombinaison méiotique apparemment normale entre chromosomes homéologues, de nombreuses questions se posaient quant au comportement du matériel hybride *G. hirsutum*  $\times$  *G. barbadense*. On peut notamment se demander: est-il possible d'obtenir la stabilisation des génotypes obtenus par recombinaison? Les distorsions de ségrégations constatées dans la  $F_2$  de cet hybride interspécifique continuent-elles à se manifester dans les générations ultérieures? Quels sont les facteurs qui conditionnent l'expression des degrés divers de fer-

tilité propres aux différentes lignées hybrides? A la recherche d'une réponse à ces questions, nous avons superposé l'analyse du comportement héréditaire de quelques caractères quantitatifs utiles: beaucoup des travaux consacrés à ce sujet l'ont été dans le cadre de la variabilité intraspécifique et le fait d'approfondir ces problèmes dans des hybrides interspécifiques constituait une innovation.

Les manipulations envisageables à partir de la descendance du croisement entre *G. hirsutum* avec une espèce diploïde sauvage, telle *G. stocksii*, procèdent d'autres considérations. La conséquence, immédiate et d'ailleurs prévisible de la confrontation de génomes fortement dissimilaires, est un appariement méiotique extrêmement défectueux.

Force est donc de se limiter à des additions chromosomiques simples, en espérant que certaines anomalies autoriseront le passage à des substitutions, partielles ou totales. L'obtention d'un individu trisomique double, vigoureux et fertile, nous a permis, exceptionnellement, d'aborder le cas de la transmission simultanée de deux chromosomes différents de *G. stocksii* réunis dans un contexte *G. hirsutum* et d'observer les conséquences qui en découlent. D'autre part, la création de lignées d'addition disomique *G. hirsutum*  $\times$  *G. stocksii* a rendu possible une intéressante confrontation avec celles issues du croisement *G. hirsutum*  $\times$  *G. anomalum*.

## RESULTATS EXPERIMENTAUX

### Premier chapitre

#### L'analyse génétique des lignées stabilisées issues du croisement entre *G. hirsutum* et *G. barbadense*

##### A. — Stabilisation des phénotypes et comparaison de quelques lignées types

1 - Le point important de nos résultats est qu'il a été possible d'obtenir des lignées hybrides stables, présentant entre elles une grande diversité morphologique: il n'a toutefois été acquis que moyennant certaines contraintes:

— On a délibérément écarté du choix effectué dans la  $F_2$  les plantes dont les phénotypes paraissaient trop proches de celui des parents. En conséquence, on trouve dans ce matériel de départ des plantes mal équilibrées, à fertilité amoindrie, certaines pouvant même être considérées comme semi-stériles. Cette situation vis-à-vis de la fertilité n'a guère été modifiée ensuite par les autofécondations nécessaires à la stabilisation du matériel.

— Dans tous les cas, il a fallu surtout durant les premières générations, appliquer une pression de sélection intense pour éliminer tout retour trop accusé vers les types parentaux. Cette condition nécessaire pose le problème de la préservation dans ce matériel hybride des associations parentales et du mécanisme qui les maintient.

— Les temps requis pour stabiliser les divers phénotypes sont très variables et paraissent fonction de la plante  $F_2$  de départ. Pour les 8 lignées hybrides (HB 57, HB 58, HB 59, HB 63, HB 64, HB 66, HB 67 et HB 68), que nous examinerons plus spécialement, on peut estimer que le processus a été rapide; la stabilisation intra-lignée a en effet été pratiquement acquise aux stades  $F_3$ - $F_4$ , les générations ultérieures ayant essentiellement servi à contrôler la réalité de la stabilisation du phénotype. Pour d'autres lignées, il fut parfois nécessaire de poursuivre jusqu'aux stades  $F_5$  ou  $F_{10}$ . Dans certains cas extrêmes, même à la treizième génération, l'homogénéité intra-lignée n'était pas parfaite. Ces variations de comportement sont peut-être en relation avec le niveau d'hétérozygotie de la plante de départ.

2 - Afin d'établir les relations des lignées hybrides entre elles et avec les parents d'origine, nous avons utilisé l'indice de proximité de PERNES et COMBES (1968). Cette méthode, simplifications des distances généralisées de MAHALANOBIS, permet d'établir un dendrogramme (fig. 1), schéma où les lignées se regroupent en fonction de leur plus ou moins grande similitude de profil.

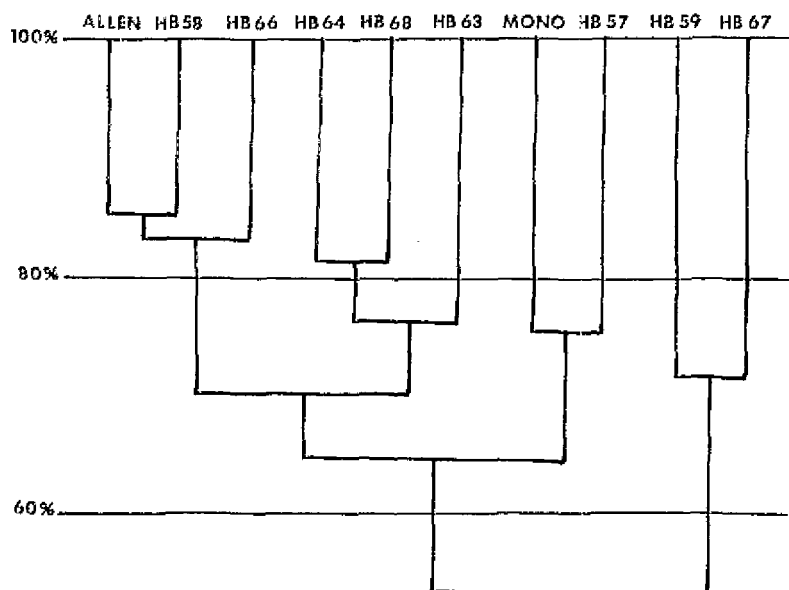


Fig. 1. — Dendrogramme, basé sur l'indice de proximité des lignées hybrides stables issues du croisement entre *Gossypium hirsutum* et *G. barbadense*.

Il permet de classer les lignées en quatre groupes :

- deux lignées (HB 58, HB 66) sont proches du parent *hirsutum* ;
- trois lignées (HB 63, HB 64, HB 68) se placent entre les espèces parentales ;
- la lignée HB 57 est proche du parent *barbadense* ;
- HB 59 et HB 67 ne présentent entre elles que de faibles analogies et sont éloignées à la fois des types parentaux et des autres lignées hybrides.

#### B. — Particularités de la recombinaison génétique chez les lignées hybrides

Dans les générations  $F_1$  et  $F_2$ , KAMMACHER (1965) avait observé des anomalies de disjonctions de certains gènes marqueurs, caractérisées par :

- la présence de ségrégations non mendéliennes ;
- la manifestation d'associations préférentielles, certaines en faveur des phénotypes recombinés.

Nous avons repris ce type d'études, par l'analyse de la descendance issue du croisement entre les lignées hybrides parvenues en  $F_1$  et  $F_2$  sur les parents d'origine. Nous examinerons tout d'abord le cas le plus typique, c'est-à-dire celui du gène  $R_2$  de pigmentation anthocyanique à la base du pétale (tabl. 1).

— Les générations  $F_2$  donnent le plus souvent des proportions phénotypiques qui s'écartent de la normale. Par contre, dans les croisements de retour, les situations sont plus proches des proportions mendéliennes classiques.

— Lorsque des ségrégations anormales sont présentes, elles sont toujours caractérisées par un excès significatif du phénotype récessif.

— Par rapport aux premières générations ( $2,09 R_2 : 1 r_2$  dans la  $F_2$ ), on constate ici une accentuation du phénomène, puisque l'on n'observe plus que  $1,63 R_2 : 1 r_2$ .

— Dans les croisements de retour, la situation, bien qu'identique à celle observée par KAMMACHER (1965), traduit toujours un déficit en dominant  $0,75 R_2 : 1 r_2$ .

— Ceci résulte de plantes où l'allèle  $R_2$ , bien que présent, ne se manifeste pas au niveau du phénotype. Par contre, le caractère est susceptible de réapparaître dans des proportions variables, dans des familles  $F_3$  issues de l'autofécondation de plantes  $F_2$  phénotypiquement  $r_2$ . Un contexte particulier est donc nécessaire à l'expression de  $R_2$ , sans que les études menées jusqu'ici aient permis de définir celui-ci de manière précise.

— Des situations comparables ont été observées avec les gènes Y de pigmentation flavonique du pétale et P de coloration du pollen.

Nous avons porté sur le tableau 2 un exemple caractéristique d'associations préférentielles.

Les deux phénotypes Mono et HB 58 sont très significativement avantagés, ce qui traduit une nette tendance à la préservation des associations parentales dans la descendance. Si l'on considère la ségré-



Tableau 1. — Les ségrégations du gène *R*.

Phénotypes		R <sub>2</sub>	r <sub>2</sub>	Total	Epreuves de conformité aux disjonctions théoriques	
Croisements					3 : 1	1 : 1
F <sub>2</sub>	HB 57 et Mono - 1969 + 1974 .....	241	158	399	45,354 **	
	HB 58 × Mono - 1969 + 1974 .....	194	78	272	1,961	
	Mono × HB 58 - 1969 .....	140	153	293	115,769 **	
	HB 63 et Mono - 1969 + 1974 .....	259	104	363	2,579	
	HB 64 et Mono - 1969 .....	302	197	499	55,792 **	
	HB 66 × Mono - 1974 .....	113	68	186	13,254 **	
	HB 68 et Mono - 1969 .....	348	195	543	34,481 **	
Epreuve d'homogénéité des F <sub>2</sub> χ <sup>2</sup> = 50,551 ** (6 d.l.)						
Croisements de retour	(HB 57 × Mono) × HB 57 - 1969+1974 .....	112	161	273		8,795 **
	(HB 58 × Mono) × HB 58 - 1969+1974 .....	102	131	233		3,609
	(HB 63 × Mono) × HB 63 - 1969 .....	45	54	99		0,818
	(HB 64 × Mono) × HB 64 - 1969 .....	38	55	93		3,108
	(HB 67 × Allen) × Allen - 1969 .....	44	68	112		5,143 *
	(HB 68 × Mono) × HB 68 - 1969 .....	35	52	87		3,322
Epreuve d'homogénéité des croisements de retour χ <sup>2</sup> = 1,392 (5 d.l.)						
		376	521	897		23,439 **

Tableau 2. — Test d'indépendance pour trois caractères dans la génération  $F_2$ , obtenue en 1969, du croisement entre Mono et HB 58

Phénotypes	Fréquence observée	Fréquence calculée	Ecart réduit
$R_2 - Y_1$ - graine nue (P) .....	24	10,686	+ 4,192 **
$R_2 - Y_1$ - graine vêtue .....	52	49,345	+ 0,439
$R_2 - y_1$ - graine nue .....	1	6,759	- 2,255 *
$R_2 - y_1$ - graine vêtue .....	21	31,210	- 1,998 *
$r_2 - Y_1$ - graine nue .....	7	10,141	- 1,014
$r_2 - Y_1$ - graine vêtue .....	34	46,828	- 2,157 *
$r_2 - y_1$ - graine nue .....	2	6,414	- 1,773
$r_2 - y_1$ - graine vêtue (P) .....	50	29,617	+ 4,074 **

gation globale de la  $F_2$ , on voit que ces deux associations représentent réellement 38,7 % de la population, contre une valeur théorique de 21,1 %, soit un accroissement de 83,6 % du taux de réapparition, chiffre considérable. En contrepartie, on peut dire que toutes les recombinaisons sont désavantagées, certaines l'étant d'une manière significative. Ce résultat, ainsi que toutes les observations faites lors de

l'examen des caractères pris deux à deux, montre que dans la présente étude, aucune association nouvelle n'est avantagée. Par contre, dans les toutes premières générations du croisement entre *G. hirsutum* et *G. barbadense*, il pouvait en aller différemment. Il faut aussi signaler que les associations préférentielles intéressent principalement les gènes  $R_2$  et  $Y_1$ , à l'origine des distorsions de ségrégations constatées.

## C. — Analyse des anomalies de fertilité

Bien que stables, les lignées hybrides sont inutilisables dans l'immédiat, en tant que variétés agromomiques : leur fertilité est faible et héréditaire, et aucune sélection ne permet de combattre cette infécondité.

Nous avons recherché les causes qui s'opposent à un rendement convenable. Parmi les composantes de la productivité, nous avons montré que le poids capsulaire est un élément essentiel et, dans le cas présent, qu'il est extrêmement dépendant du taux d'avortement des ovules (la corrélation entre ce dernier et le rendement est négative et hautement significative).

La recherche des éléments causaux de l'avortement des ovules a été faite par l'examen de la lignée HB 68 (25 % seulement d'ovules utilisés), tout d'abord par le comptage de pénétration des tubes polliniques dans les ovules (COGNÉE, 1968).

Tableau 3. — Pénétration des tubes polliniques dans les ovules

Croisements	Ovules fécondés	Ovules non fécondés	Pourcentage de pénétration des tubes polliniques
HB 68 × HB 68	175	603	22,5
HB 68 × Allen	88	284	23,7
HB 68 × Mono	100	268	27,2
Allen × HB 68	187	157	54,4
Mono × HB 68	142	104	57,7

Ensuite, par coloration des tubes polliniques à l'aide du lactophénol, on a montré dans les croisements suivants :

HB 68 × HB 68 : germination très faible du pollen sur les papilles stigmatiques ;

HB 68 × Allen : germination normale du pollen, mais les tubes polliniques très courts s'arrêtent fréquemment dans le stigmate ;

HB 68 × Mono : l'arrêt de croissance des tubes polliniques se produit cette fois à la limite style-stigmate ou dans le style.

Les taux d'avortement des ovules sont donc en relation avec des échecs à la fécondation, dus à une pénétration insuffisante des tubes polliniques dans les ovules, à la suite de phénomènes de barrage à divers niveaux : papilles stigmatiques, stigmate ou limite style-stigmate.

La généralisation de ces observations a été faite pour les autres lignées hybrides, par l'examen de leur comportement en surpollinisation, fécondation par un pollen étranger et analyse des croisements réciproques.

Trois notions se dégagent :

- le taux d'avortement des ovules dépend d'abord du génotype de la lignée hybride ;
- c'est avec son propre pollen qu'une lignée utilise au mieux son potentiel d'ovules ;
- le taux d'avortement varie selon la quantité et, à un degré moindre, l'origine du pollen utilisé. Certains échecs à la fécondation peuvent, en effet, être partiellement levés par la surpollinisation.

## D. — Déterminisme génétique des anomalies de fertilité

Le contrôle, durant plusieurs générations, de la stabilité des lignées hybrides a permis de constater que le degré de fertilité de chacune d'elles est constant et caractéristique : il paraît donc inscrit dans le génotype. Ce déterminisme génétique est-il accessible à l'analyse ? Nous avons examiné les descendance de croisements de ces lignées hybrides, par les parents d'origine et entre elles, selon un schéma diallele.

Le modèle génétique recherché doit rendre compte à la fois de la fixité et des différents niveaux de fertilité, mais aussi fournir un schéma explicatif des variations observées dans les diverses descendance.

1) Toutes les  $F_1$  des croisements lignées hybrides avec les parents d'origine montrent des phénomènes d'hétérosis pour le rendement, concomitants toutefois avec des taux parfois élevés d'avortement des ovules. Toutes les  $F_2$  ségrègent pour le caractère fertilité, mais les phénomènes de stérilité sont plus accusés lorsque les lignées hybrides sont croisées par *G. barbadense* var. Mono qu'avec *G. hirsutum* var. Allen.

2) Dans les descendance des combinaisons dialleles entre lignées hybrides apparaissent des proportions variables de plantes fertiles, semi-stériles et stériles susceptibles de fournir la base d'une interprétation.

3) Afin de tenter de rendre compte au mieux des nombreuses et diverses situations qui ont été rencontrées, il nous a fallu supposer des effets de répression mutuelle entre les gènes gouvernant le caractère fertilité et issus soit de *G. hirsutum*, soit de *G. barbadense*. Nous avons essayé de schématiser, sur le tableau 4, l'action positive sur la fertilité des gènes d'une même provenance et leur antagonisme lorsqu'ils proviennent d'origines parentales différentes.

Parmi les produits divers qu'il est en théorie possible de stabiliser à l'issue d'un choix de plantes dans la  $F_2$  du croisement entre *G. hirsutum* et *G. barbadense*, un seizième seulement d'entre eux aura une fertilité comparable à celle des parents, sous réserve que les gènes fonctionnent parfaitement dans leur nouveau contexte. On voit aussi que près du quart des génotypes s'élimineront d'eux-mêmes, dès qu'ils seront homozygotes, parce qu'incapables d'assurer leur descendance.

Tableau 4. — *Système hypothétique de combinaisons génétiques gouvernant le niveau de fertilité dans les lignées homozygotes*

Nombre de gènes homozygotes dominants		Nombre de combinaisons génétiques théoriques	Niveau de fertilité
Origine <i>hirsutum</i>	Origine <i>barbadense</i>		
2 0	0 3	1 1	2/32 de lignées à fertilité normale
2 1 1 0	1 2 3 2	3 6 2 3	14/32 de lignées dont la fertilité est amoindrie
2 1	2 1	3 6	9/32 de lignées semi-stériles
2 1 0 0	3 0 1 0	1 2 3 1	7/32 de lignées stériles

#### E. — Comportement héréditaire de certains caractères primitifs

Nous avons consacré une part importante à l'analyse de la transmission de certains caractères quantitatifs touchant le rendement (hauteur, nombre de capsules, seed-index, rendement en fibre) ou les qualités mécaniques de la fibre (longueur, micronaire, ténacité). Les connaissances acquises jusqu'ici chez le cotonnier proviennent presque exclusivement de l'hybridation intraspécifique; le matériel végétal utilisé ici permettait d'élargir le champ des connaissances. Ce type d'études s'imposait aussi, car les recherches poursuivies par notre laboratoire visent toutes à trouver des applications pratiques aux produits issus de croisements interspécifiques, mais sont souvent freinées par notre méconnaissance du comportement des caractères quantitatifs. Enfin, les modèles permettant ce type d'analyse sont finalement peu nombreux et discutables; nous avons choisi l'un des mieux connus, c'est-à-dire la voie des croisements diallèles par les méthodes décrites par GRIFFING (1956) et HAYMAN (1954, 1957, 1958, 1960). Bien que ces dernières comportent une grande part de conjectures, l'application à un cadre expérimental peut permettre d'apprécier la portée réelle des conclusions.

Nos travaux ont fait ressortir, pour la majorité des caractères quantitatifs, l'importance des phénomènes *hétérotiques*, les croisements  $F_1$  entre les lignées hybrides atteignant fréquemment des valeurs très supérieures à celles du meilleur parent en jeu. Entre les groupes de lignées définis par le dendrogramme, l'amplitude de l'hétérosis donne à penser que les génotypes confrontés d'un groupe à un autre sont très éloignés. On se retrouve ici dans une situation tout à fait comparable à celle observée lors de la première génération du croisement *G. hirsutum* et *G. barbadense*.

L'évolution avec les générations des *corrélations*

entre les variables peut être imputée au remaniement génotypique que provoquent les croisements entraînant au sein du matériel de multiples recombinaisons. Cette observation présente pour le sélectionneur un intérêt pratique évident.

Par l'étude des *aptitudes à la combinaison*, il a nettement été démontré la prééminence des effets dus à l'additivité sur ceux résultant des interactions (alléliques ou non). Nous avons vu aussi qu'il existe une corrélation positive entre l'expression phénotypique d'un caractère pour un parent donné et son aptitude générale à la combinaison; celle-ci peut d'ailleurs parfaitement coexister avec l'aptitude spécifique, et ces deux faits sont intéressants pour la recherche de géniteurs à potentiel élevé. D'autre part, il a souvent été constaté qu'une même valeur phénotypique peut se réaliser par diverses voies génétiques, résultat qui s'est vu confirmé lors de l'analyse plus détaillée de l'hérédité des caractères quantitatifs.

Pour DEMARLY (1972), l'allélisme multiple constitue, de façon générale, une donnée fondamentale de la génétique des plantes supérieures. CLEGG et al. (1972), ALLARD et al. (1972), grâce aux méthodes électrophorétiques, ont mis en évidence le polymorphisme extrême qui règne à certains loci. Chez les cotonniers tétraploïdes, les exemples de séries multialléliques sont fréquents: nous avons déjà cité les gènes gouvernant la pigmentation du pétale ou la pilosité de la graine, et on pourrait ajouter encore comme gènes marqueurs simples la série relative à la forme de la feuille (okra, super-okra, etc.). Dans le cadre de notre étude sur les caractères quantitatifs, l'allélisme multiple s'est révélé chaque fois que le test a été possible (c'est-à-dire en l'absence de relations épistatiques). Cette situation provient vraisemblablement de l'origine interspécifique de notre matériel végétal.

Pour tous les caractères (à l'exception du seed-index), nous avons mis en évidence l'existence de *linkage*, grâce à l'analyse des variances relatives à chaque  $F_2$  des croisements diallèles entre lignées hybrides. Ici, les gènes sont généralement sous la forme dite associative, c'est-à-dire d'un groupement de gènes à effets identiques; le cas inverse, dit de dispersion, a été constaté avec le micronaire. Dans l'optique d'un programme destiné à l'amélioration du matériel, ces liaisons vont, en fonction de leur intensité, constituer un frein plus ou moins puissant à l'obtention des recombinaisons recherchées.

L'épistasie constitue chez certains caractères un important facteur de variation. Pour le seed-index et la longueur, les relations épistatiques sont un élément de l'hétérosis constaté dans les  $F_2$ . Plus les génotypes confrontés sont éloignés, plus les relations épistatiques prennent d'importance. Les relations de dominance, nous l'avons vu, sont elles-mêmes plus

fortes lorsque les allèles en présence viennent d'origines différentes.

Nous avons constaté qu'un certain nombre d'hypothèses, concernant tant le matériel végétal que les modèles, ne sont ici pas respectées. Ceci a évidemment des conséquences sur l'estimation des paramètres génétiques et, dans certains cas, les perturbations entraînées par la présence de ces facteurs de non-conformité ont pu être analysées. Il existe donc, dans le cas présent, des limitations manifestes à l'emploi des croisements diallèles pour obtenir des informations valables sur le déterminisme génétique des caractères quantitatifs. Néanmoins, notre étude a permis d'établir un bilan comparatif du comportement héréditaire des variables traitées. Elle présente un côté pratique, mais nous en retiendrons surtout que les systèmes qui président au contrôle des caractères quantitatifs paraissent diverger, en fonction notamment de la provenance (intra- ou interspécifique) du matériel soumis à l'analyse.

## Second chapitre

### Tentatives d'incorporation à *G. hirsutum* de matériel provenant de *G. stocksii* et/ou de *G. anomalum*

En premier lieu, grâce à une plante hors du commun, nous avons examiné une situation nouvelle, en l'occurrence la transmission simultanée de deux chromosomes différents de *G. stocksii*, venant en surnombre des 52 chromosomes normalement présents chez *G. hirsutum*.

En second lieu, à partir de notre matériel et de celui obtenu simultanément par POISSON (1970) dans le croisement *G. hirsutum* et *G. anomalum*, nous avons pu réunir dans un entourage homozygote des chromosomes isolés, connus, mais d'espèces différentes; ce sont les particularités de ces races d'addition disomique complexes que nous examinerons comparativement aux races d'addition disomique parentales, dont elles proviennent.

#### A. — La descendance du pentaploïde *G. hirsutum* par *G. stocksii*

Sur le tableau 5 nous avons porté les résultats des analyses caryologiques effectuées sur les seules plantes capables de fournir une descendance par autofécondation.

De l'examen de ce tableau, il ressort que :

— *G. hirsutum* supporte l'addition de chromosomes surnuméraires. Même s'il existe une compétition pollinique entre gamètes à 26 et 26 + n chromosomes, ces derniers sont toutefois parfaitement capables de féconder un certain nombre d'ovules.

Tableau 5 — Les classes caryologiques dans les descendance du pentaploïde obtenues par autofécondation, ou croisement avec *G. hirsutum*.

Classes caryologiques	Nombre de chromosomes	Fréquences	
		Autofécondation	Croisement
26 II	52	2	6
26 II 1 I	53	3	7
26 II 2 I	54	2	6
26 II 3 I	55	3	5
26 II 4 I	56	6	4
26 II 5 I	57	8	5
26 II 6 I	58	6	2
26 II 7 I	59	5	—
26 II 8 I	60	3	3
26 II 9 I	61	4	—
26 II 6 I	62	1	—
Total		43	38



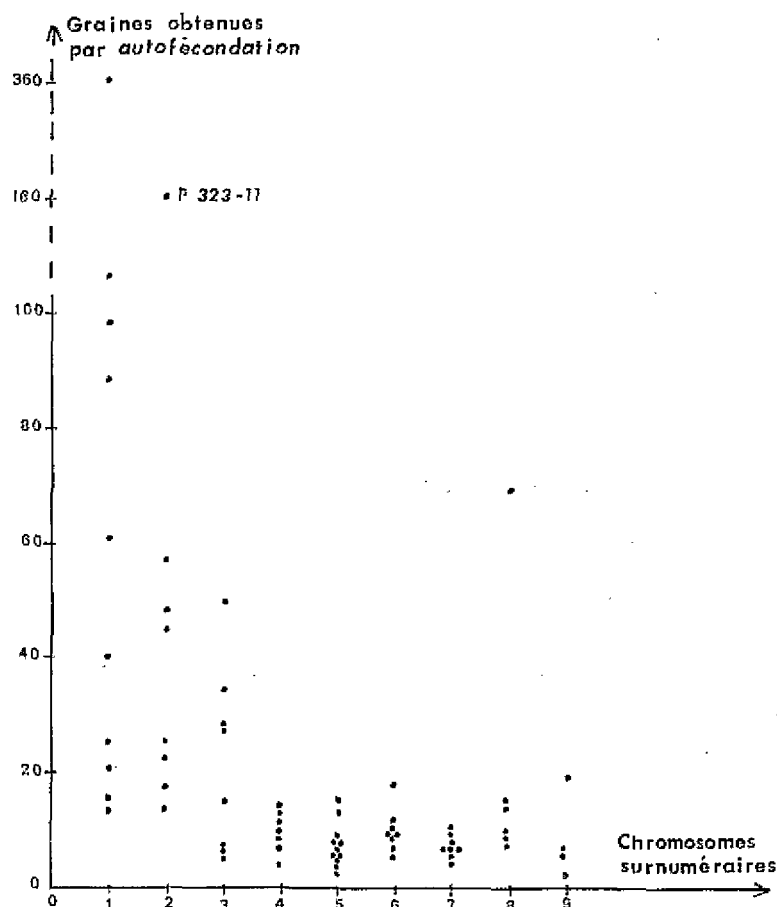


Tableau 6. — La fertilité des hyperploïdes.

La meilleure preuve est la présence d'une plante possédant 28 bivalents (auxquels s'ajoutent ici 6 univalents).

- de plus, comme nous le verrons plus loin lors de l'analyse des races d'addition disomique, l'appariement de deux chromosomes *stocksii* homologues dans un contexte *hirsutum*, n'est pas systématique. Les univalents recensés ne correspondent donc pas nécessairement à des chromosomes différents de *G. stocksii*.

Sur le tableau 6, nous avons établi la relation entre la fertilité des hyperploïdes et leur nombre de chromosomes surnuméraires.

La fertilité décroît presque régulièrement avec l'augmentation du nombre des chromosomes surnuméraires. Cette tendance générale souffre quelques exceptions :

- Les plantes ne possédant qu'un univalent montrent des degrés divers de fertilité qui paraissent être en relation spécifique avec le chromosome en cause.
- Certaines plantes possédant un plus ou moins grand nombre de surnuméraires montrent un niveau de fertilité anormalement élevé par rapport

à leurs congénères de même formule caryologique. C'est notamment le cas d'une plante possédant 8 univalents ; c'est aussi celui de la plante P 323-11 dont nous allons maintenant examiner la descendance obtenue par autofécondation afin de préciser certains des points que nous venons de survoler. Certaines associations de chromosomes sont donc mieux supportées que d'autres par *G. hirsutum*.

#### B. — Descendance de la plante trisomique double P 323-11

##### 1. — Classification des types caryologiques

Toutes les associations métaphasiques rencontrées chez les 97 plantes étudiées peuvent être groupées en 5 catégories :

26 II	35 plantes
26 II + 1 I	44 plantes
26 II + 2 I	10 plantes
27 II	5 plantes
27 II + 1 I	3 plantes

Ces résultats sont bien ceux que l'on attendait du passage à travers la méiose de deux chromosomes de *G. stocksii*. Tous les phénotypes caryologiques prévisibles en théorie ont effectivement été rencontrés,

sauf celui qui correspond au passage simultané des 2 chromosomes, à la fois chez le gamète mâle et femelle, et qui aurait alors conduit à la réalisation d'une plante à 28 II.

## 2. — Relations entre le phénotype des aneuploïdes et leur formule caryologique

Les 2 univalents *stocksii* ont même taille et même forme, rendant impossible leur identification. Nous avons alors recherché certains caractères distinctifs du groupe banal à 26 II pouvant être mis en parallèle avec l'existence de chromosomes surnuméraires.

a) Quelques aneuploïdes sont à fibre brun-kaki. Cette coloration se retrouve, plus accentuée, chez certaines plantes avec 27 bivalents, de même lorsque cette 27<sup>e</sup> paire est associée à un univalent. Il y a un effet de dosage associé à la présence d'un chromosome surnuméraire, à l'état mono ou disomique. Nous avons

désigné par E le chromosome porteur de cette information et par G celui n'apportant pas de modification de la coloration de la fibre. Ce caractère est si nettement individualisé qu'il suffit pratiquement à lui seul pour le partage des classes caryologiques chez lesquelles il existerait une ambiguïté.

b) Le chromosome E induit une lobation particulière de la feuille, G seul n'exerçant aucune influence sur ce caractère. Mais lorsque E et G coexistent, ce dernier atténue l'altération foliaire induite par E. Donc à l'action propre du chromosome E se superpose une interaction entre les chromosomes E et G.

c) Chacun de ces deux chromosomes modifie de manière caractéristique la taille et la forme des capsules.

Toutes ces précisions ont permis d'établir la classification finale représentée sur le tableau 7.

Tableau 7. — A. — Ségrégation globale

Formule chromosomique	Fréquences
Plantes euploïdes .....	35
Plantes aneuploïdes .....	
haplo E .....	20
haplo G .....	24
haplo E haplo G .....	10
diplo E .....	2
diplo G .....	3
diplo E haplo G .....	1
diplo G haplo E .....	2

B — Ségrégation par chromosome

Formule chromosomique	Fréquences	
	Chromosome E	Chromosome G
Chromosome non transmis .....	62	57
Chromosome transmis		
— sous forme d'addition monosomique .....	32	35
— sous forme d'addition disomique .....	3	5

L'utilisation des fréquences suivant lesquelles apparaissent à la suite de l'autofécondation les euploïdes, les types d'addition monosomique et les

types d'addition disomique à partir de chaque chromosome pris séparément aboutit aux résultats que fait apparaître le tableau 8.

Tableau 8. — Estimation des taux de transmission des chromosomes E et G de *G. stocksii* à travers la reproduction sexuée chez le trisomique double P 323-11.

Taux de transmission	Chromosome E	Chromosome G
Gamétophyte mâle .....	10,9 %	18,4 %
Gamétophyte femelle .....	28,2 %	27,9 %

Dans les deux cas, la transmission est déficiente et se situe bien en dessous du taux idéal de 50 %, surtout en ce qui concerne le passage par le pollen.

La probabilité de réalisation de l'état disomique pour E et G simultanément est faible et de l'ordre de 0,15 %; il n'est donc pas surprenant qu'il n'y ait eu aucune plante à 28 bivalents à partir de l'analyse caryologique de 97 individus seulement.

### 3. — Accidents accompagnant le passage des chromosomes surnuméraires

La diversité caryologique et phénotypique de la descendance de P 323-11 repose sur l'idée que les chromosomes E et G sont capables de préserver l'intégrité de leurs fonctions et de leurs structures génétiques à travers la méiose. C'est vrai dans l'ensemble, mais pas de manière absolue.

— Parmi plusieurs centaines de plaques métaphasiques, nous avons rencontré un cas d'association entre un chromosome *stocksii* non identifiable et une paire de chromosomes *hirsutum*, situation décelée par l'observation d'un trivalent. Il existe donc une possibilité rare, mais non négligeable, d'échanges entre les chromosomes des deux espèces.

— Une altération d'un chromosome *stocksii* visible caryologiquement, a été associée à un fait génétique, la perte de la fonction responsable de la réalisation de la fibre colorée en brun kaki.

— Parmi les deux plantes diplo G haplo E, l'une était à fibre brune, mais l'autre à fibre blanche. Dans ce dernier cas, la fonction portée par le chromosome E s'est altérée, sans remaniement décelable à l'observation microscopique.

### 4. — Influence de la constitution caryologique sur la fertilité

Le tableau 9 met en parallèle la production totale de graines des aneuploïdes et leur formule caryologique.

— L'addition de chromosomes étrangers se traduit toujours par une baisse de la fertilité.

— Les additions monosomiques semblent mieux tolérées par *hirsutum* que les additions disomiques.

— Les chromosomes E et G exercent des effets dissemblables sur la productivité des plantes qui les portent.

— La plante à 28 bivalents (diplo E diplo G) serait totalement stérile, si tant est qu'elle soit viable.

### C. — Observations sur les races d'addition disomique simple ou complexe

Le déroulement des travaux effectués par Porsson (1970) et nous-même a permis d'obtenir simultanément plusieurs races d'addition disomique, où le génome de *G. hirsutum* se voit augmenté de chromosomes de *G. anomalum* ou de *G. stocksii*. L'examen de ce matériel a révélé plusieurs faits :

— les races à 27 paires de chromosomes présentent généralement des différences phénotypiques par rapport à la variété de *G. hirsutum* dont elles sont issues; ces modifications sont caractéristiques du chromosome étranger et permettent de répertorier chacun des types d'addition sans ambiguïté possible.

— Il peut exister des ressemblances entre les phénotypes de races d'addition des séries parallèles *anomalum* et *stocksii*, ressemblances parfois si prononcées qu'il était légitime de vérifier leurs éventuelles affinités génétiques et chromosomiques.

— Nous avons mis en évidence l'existence d'interactions, soit entre les chromosomes additionnels, soit entre ces derniers et ceux de *G. hirsutum*. Que seront ces interactions si l'on substitue l'un des éléments de la paire de chromosomes supplémentaires par son homéologue présumé appartenant à l'autre espèce diploïde ?

Tenter de répondre à ces questions nous a amené à réunir, dans un entourage homozygote, des chromosomes connus appartenant à l'une ou l'autre des deux espèces sauvages utilisées présentement. De plus, dans cette situation nouvelle, on pouvait espérer des résultats plus précis, notamment concernant l'appariement, que lors de la confrontation de garnitures chromosomiques entières. Pour disposer de

Tableau 9. — Niveau de productivité des aneuploïdes de la descendance de P 323-11, exprimé en pourcentage de la production des graines des euploïdes de même origine.

Classes caryologiques	Productivité relative (%)
haplo E .....	56
haplo G .....	73
haplo E haplo G .....	57
diplo E .....	37
diplo G .....	13
diplo E haplo G .....	34
haplo E diplo G .....	5

Tableau 10. — Conjugaison chromosomique des races d'addition *anomalum I*, *stocksii A* et de la  $F_1$ :

Génotypes	Nombre de cellules à				Nombre total de cellules	Pourcentage de cellules à 27 II	Nombre de chiasmas par cellule
	26 II + 2 I	27 II	25 II + 1 III + 1 I	23 II + 4 I			
Race <i>anomalum I</i> .	56	16	1		73	21,9	51,93
Race <i>stocksii A</i> ...	3	97			100	97,0	52,72
$F_1$ .....	102	4	2	1	109	3,7	51,08

points de comparaison, nous avons en même temps procédé à l'analyse caryologique des races d'addition parentale (nous ne traiterons ici que deux exemples des confrontations effectuées).

1) Comparaison des races *anomalum I*, *stocksii A* et de leur hybride  $F_1$ .

Les deux races d'addition disomique se distinguent de *G. hirsutum* par les caractères suivants :

plants petits (de l'ordre de 70-80 cm), à port « en chandelle » ; feuilles entières, mais dont la surface est environ la moitié moindre, nervures rosâtres, bractées rosées très étroites, possédant 5 à 7 dents seulement ; style court, étamines peu nombreuses souvent indehiscentes ; très petites capsules rondes libérant à l'ouverture un coton coloré en kaki clair.

Le principal critère séparant les races *anomalum I* et *stocksii A* est la présence chez la première d'une pigmentation anthocyannique à la base du pétale, pigmentation absolument inexistante chez *stocksii A*.

A la lecture du tableau 10, on voit :

— de nettes différences entre les deux races pour l'appariement de la paire de chromosomes supplémentaires : 22 % seulement chez *anomalum I*, mais 97 % chez *stocksii A* ;

— cet appariement se produit par les deux bras chromosomiques dans 8 % des cas chez *anomalum I* contre 22 % chez *stocksii A* ;

— chez la  $F_1$ , l'appariement a toujours lieu par un seul bras chromosomique ;

— en présence des chromosomes *stocksii A*, une légère asyndèse est induite chez *G. hirsutum*.

Compte-tenu du comportement des chromosomes pourtant strictement homologues de la race *anomalum I*, des quelques cas d'appariements chez l'hybride  $F_1$ , mais surtout de la nette similitude des modifications phénotypiques induites, nous avons conclu à l'homéologie des chromosomes *anomalum I* et *stocksii A*.

2) Comparaison des races *anomalum V*, *stocksii E* et de leur hybride  $F_1$ .

Les races d'addition appelées dans notre nomenclature *anomalum V* et *stocksii E* montrent certaines caractéristiques communes : forte pilosité de la plante, léger rougissement de la tige et des rameaux, allongement des entre-nœuds, lobation très particulière de la feuille, indentation accentuée des bractées du calicule, coloration brunâtre de la fibre (Poisson, 1967 ; SCHWENDEMAN, 1974). La  $F_1$  ne se distingue pas morphologiquement des parents.

Les résultats concernant la conjugaison chromosomique sont donnés sur le tableau 11.

En ce qui concerne la méiose, les chromosomes *hirsutum* forment régulièrement 26 bivalents dans les trois types caryologiques à l'étude. Le comportement de la vingt-septième paire, qu'il s'agisse de celle des parents ou de l'hybride, est le suivant : l'appariement a lieu dans environ 93 % des cellules, mais le bivalent ainsi formé est atténué (1 seul chiasma) dans 80 % des cas et se trouve très souvent en dehors de la plaque équatoriale constituée par les chromosomes de *G. hirsutum*.

Tableau 11. — Conjugaison chromosomique des races d'addition *anomalum V*, *stocksii E* et de la  $F_1$ :

Génotypes	Nombre de cellules à		Nombre total de cellules étudiées	Pourcentage de cellules à 27 II	Nombre de chiasmas par cellule
	27 II	26 II 2 I			
Race <i>anomalum V</i> ....	138	12	150	92,0	51,9 ± 1,9
Race <i>stocksii E</i> .....	100	7	107	93,5	52,4 ± 1,5
$F_1$ .....	192	15	207	92,8	52,0 ± 1,8



Tableau 12. — Homéologies chromosomiques entre *G. anomalum* et *G. stocksii*

Homéologies confirmées	Anomalum I	Stocksii A
	Anomalum III	Stocksii C
	Anomalum V	Stocksii E
	Anomalum VI	Stocksii F
Homéologie possible	Anomalum VII	Stocksii G
Homéologies inconnues	Anomalum II	—
	Anomalum IV	—
	Anomalum VIII	—
	—	Stocksii X

Les faits caryologiques observés dans le matériel parental montrent une nouvelle fois que chez les races d'addition du cotonnier, les chromosomes exogènes fonctionnent moins bien à la méiose que dans leur génome d'origine. Mais ici, on peut constater que les deux chromosomes *anomalum* V et *stocksii* E sont parfaitement interchangeables, donc homéologues.

### 3) Bilan des confrontations

Les travaux effectués à partir de l'espèce *G. anomalum* ont permis d'isoler 8 des 13 races d'addition possibles et ceux sur *G. stocksii* nous ont conduit à en trouver 5. Le tableau 12, en fait la synthèse, avec les points acquis ainsi qu'avec ceux qui restent à élucider.

Le chromosome *anomalum* VII, dont la présence n'induit pas de modifications visibles, est peut-être l'homéologue du chromosome *stocksii* G : la confron-

tation n'a toutefois pas été faite.

Trois races *anomalum*, dont on trouvera la description dans POISSON (1970), n'ont pas d'équivalents connus chez *G. stocksii*. Inversement, il en est de même pour une race répertoriée provisoirement comme *stocksii* X qui possède un port « en chandelle » et une forme de feuille très typique.

Nous rappellerons que, lors du tri effectué dans la descendance du pentaploïde *hirsutum* × *stocksii* autofécondé, nous avons observé caryologiquement une plante porteuse d'un chromosome surnuméraire ; mais la présence de ce dernier entraînait une stérilité totale due à la chute des organes floraux. Ceci démontre que même l'addition monosomique peut être fort mal supportée par *G. hirsutum* et qu'il n'y a que peu de chances d'obtenir les séries complètes des 13 races d'addition par suite de restrictions d'ordre biologique.

## Synthèse et discussion des résultats

1. — Par un choix rigoureux, on peut stabiliser des lignées hybrides à partir du croisement entre *G. hirsutum* et *G. barbadense*. Ces produits montrent une diversité génétique considérable.

Nous avons apporté la preuve expérimentale que le retour vers les types parentaux n'est pas inéluctable et que des conclusions théoriques tirées de l'examen des ségrégations de quelques gènes marqueurs, peuvent être valablement transposées sur une multiplicité de combinaisons. La réalisation effective d'hybrides stables ne peut toutefois se faire que sous certaines conditions rigoureuses.

La collection dont nous disposons maintenant comprend une centaine de lignées homozygotes très diversifiées, tant pour la morphologie que pour les caractéristiques agronomiques et technologiques. Comme échantillon représentatif de la dispersion de cette collection, nous avons retenu huit lignées,

qui ont été décrites et comparées à l'aide d'un dendrogramme. Ce dernier met très nettement en évidence que certaines lignées hybrides sont aussi séparées les unes des autres que des parents d'origine.

2. — Les anomalies de fertilité, dues principalement à des échecs à la fécondation, se transmettent dans la descendance et jouent un rôle de préservation de l'intégrité des espèces parentales ou des lignées hybrides.

L'examen du contenu des capsules des lignées hybrides a permis d'attribuer principalement les baisses de rendement à des taux parfois très élevés d'avortement des ovules, conséquences d'échecs à la fécondation. Ces derniers viennent de la présence de barrages, qui constituent des cribles plus ou moins efficaces selon le pollen utilisé, et s'opposent à sa germination sur les stigmates ou à la progression du tube pollinique dans le style.

Nous avons tenté d'accéder au déterminisme génétique du caractère fertilité. Pour rendre compte des ségrégations observées, il est apparu que la mise en œuvre de peu de différences géniques suffit à expliquer assez clairement l'ensemble des situations. Dans l'interprétation des résultats, nous avons aussi supposé des effets de répression entre les gènes provenant de *G. hirsutum* et ceux de *G. barbadense* et compte tenu de cet antagonisme, l'état des lignées hybrides paraît difficilement modifiable. On peut alors penser que peu de systèmes nouveaux aussi bien équilibrés génétiquement que ceux des espèces parentales ont des chances de s'imposer sans une forte pression de sélection artificielle.

Les systèmes génétiques proposés peuvent assurer l'isolement reproducteur des espèces parentales ou des hybrides lorsque ces derniers sont stabilisés.

Cette préservation se ferait à deux niveaux :

— par une sélection gamétique et zygotique, d'où un faible pourcentage de plantes hybrides, même lorsque les espèces parentales sont cultivées côte-à-côte ;

— par un amoindrissement de la fertilité des lignées hybrides, pouvant même aller jusqu'à la stérilité totale. Ceci amène à envisager dans ce matériel l'existence de pools géniques, représentant des structures équilibrées autoreproductibles. Parmi toutes les recombinaisons possibles, très peu sont finalement stables et compétitives, et il faut remarquer que dans le cas présent, ce nombre a vraisemblablement été augmenté par la sélection artificielle que nous avons fait subir à ce matériel pour le maintenir.

Que les deux systèmes que nous venons d'évoquer puissent être suffisants pour assurer la préservation des espèces parentales n'est guère difficile à imaginer. Dans la nature, le désavantage sélectif des hybrides, lorsqu'ils apparaissent, doit être tel qu'il conduit rapidement à l'extinction des formes nouvelles. C'est effectivement ce qui a été constaté dans les régions où sont en culture les deux espèces : il n'a pas été observé jusqu'à présent de types intermédiaires prenant le pas sur les parents dont l'intégrité se maintient parfaitement, ce qui souligne à nouveau l'importance des complexes équilibrés de gènes dans les populations naturelles.

### 3. — Les lignées hybrides sont comparables à des entités spécifiques.

Certains faits limitent les ségrégations et donc la diversité de la descendance du croisement entre *G. hirsutum* et *G. barbadense*. On peut rappeler : les observations concernant la préservation des associations parentales, d'où la faible proportion de formes intermédiaires ; lorsque des associations préférentielles existent, celles-ci ne sont que rarement en faveur des phénotypes recombinés ; le comportement identique des lignées hybrides pour le caractère pilosité de la graine ; le fait que certains taux élevés d'avortement des ovules sont la conséquence d'une

sélection gamétique. On voit ainsi que les produits de cette hybridation interspécifique subissent une *canalisation*.

Il convient de souligner le parallélisme entre les phénomènes génétiques observés lors des premières générations de ce croisement et ceux constatés par notre étude. A des niveaux comparables de générations, nous avons mis en lumière cette identité remarquable des manifestations rencontrées : présence de ségrégations anormales, ampleur des relations hétérotiques, existence d'anomalies de fertilité. Le fonctionnement génétique des caractères quantitatifs se démarque des études réalisées dans un contexte intra-*hirsutum*, principalement par des relations de dominances accusées peut-être par le multi-allélisme, et des liaisons épistatiques souvent complexes. Cet ensemble de données vient ainsi confirmer ce que le dendrogramme avait montré, c'est-à-dire l'éloignement des génotypes.

Entre les lignées en provenance du croisement de *G. hirsutum* × *G. barbadense* il existe des différences au moins aussi importantes que celles que l'on trouve entre les deux parents d'origine. Tous ces éléments viennent plaider en faveur de l'idée que les observations rapportées ici se rattachent plus vraisemblablement à un cadre interspécifique qu'au domaine intraspécifique. En conclusion, on peut dire que, sinon chacune des lignées hybrides stables, du moins les groupes définis par le dendrogramme, semblent se comporter comme des entités spécifiques.

### 4. — Des chromosomes étrangers provenant de génomes éloignés de celui de *G. hirsutum* peuvent fonctionner dans ce nouveau contexte, mais subissent parfois des accidents lors de leur transmission à la méiose.

Il nous a été possible d'étudier une situation nouvelle : la transmission simultanée de deux chromosomes distincts de *G. stockii* présents chez un individu double trisomique fertile.

Tous les types caryologiques prévisibles ont, à une exception près (génotype à 28 bivalents), été effectivement rencontrés. Chaque formule caryologique correspond à un phénotype particulier différent de celui de *G. hirsutum*, montrant que les chromosomes surnuméraires ne restent pas inertes génétiquement. Chacun d'entre eux maintient des fonctions qui se traduisent par la manifestation de caractères héréditaires indicateurs de leur présence. Mais il a été constaté qu'à l'effet particulier lié à la présence de chacun d'eux se superpose une interaction lorsqu'ils coexistent dans une même cellule (atténuation de l'effet d'un des chromosomes sur la forme de la feuille lorsque l'autre est présent, par exemple).

Les chromosomes étrangers ne maintiennent pas obligatoirement l'intégrité de leurs structures et de leurs fonctions au fil des générations. L'information génétique acquise par l'addition chromosomique n'est donc pas immuable. Des altérations de fonction comme des remaniements de structure peuvent venir

modifier de manière définitive ce message héréditaire apporté par introgression, ce qui pourrait constituer un mécanisme évolutif.

5. — La constitution caryologique joue un rôle important sur la fertilité des aneuploïdes.

Afin d'estimer l'influence des chromosomes *stocksii* sur la fécondité des aneuploïdes nous avons mis en parallèle le rendement de ces plantes et leur formule caryologique. Un désavantage marqué s'attache à toutes les structures aneuploïdes obtenues. Avec l'augmentation du nombre de chromosomes présents dans ce matériel la vigueur des plantes et la capacité de floraison diminuent, en même temps que s'abaisse la proportion de gamètes fonctionnels.

Cette diminution de fécondité, qui se marque d'un effet de dosage, révèle un autre aspect de l'activité génétique du matériel *stocksii* dans le complexe nucléo-cytoplasmique de *G. hirsutum*. L'interaction des gènes de ces deux espèces aboutit, non seulement à l'extériorisation de nouveaux caractères, mais aussi à de profondes perturbations des mécanismes de régulation cellulaire importants du point de vue de la fécondité de l'organisme.

Il est possible d'ajouter au patrimoine héréditaire d'un cotonnier tétraploïde une information génétique nouvelle et fonctionnelle amenée par des chromosomes d'un génome même très éloigné. Cependant, presque toutes les races d'addition à 54 chromosomes obtenues jusqu'à présent montrent les défauts combinés d'être caryologiquement instable, d'avoir une fécondité amoindrie et de posséder des caractères agronomiques inintéressants. Il ne faut pas s'en étonner, puisqu'il serait exceptionnel que la juxtaposition du système génétique hautement coordonné d'une plante cultivée et d'un ensemble de gènes introduits par chromosomes entiers venant d'une espèce sauvage, aboutisse d'emblée à un équilibre fonctionnel harmonieux.

6. — Chez les races d'addition disomique, simple ou complexe, l'appariement de la paire de chromosomes surnuméraires bien que généralement faible, dépend de la nature spécifique des chromosomes en présence.

Quatre couples de races d'addition disomique, comportant donc pour chacun d'eux des chromosomes étrangers de *G. anomalum* ou de *G. stocksii*, ont montré de nettes similitudes entre les modifications induites sur le phénotype de *G. hirsutum*. Leur homéologie présumée demandait à être confirmée. La nécessité de disposer de points de comparaison nous a, dans le même temps, amené à procéder à l'analyse caryologique des races d'addition parentales. Plusieurs constatations se dégagent :

— Au point de vue morphologique, les plantes *F<sub>1</sub>* sont pratiquement indistinguables des races d'addition parentales dont elles proviennent.

— Même lorsque les chromosomes en surnombre sont strictement homologues, il est en règle générale relativement rare que l'appariement se produise par les deux bras ; il est le plus souvent atténué, ce qui peut même conduire à la présence fréquente de deux univalents. Toutefois, les résultats mettent bien en évidence que le comportement méiotique de la paire supplémentaire varie selon les chromosomes considérés, qu'il s'agisse ou non d'homéologues.

— L'appariement hétérogénéique des chromosomes *anomalum* V et *stocksii* E chez l'hybride *F<sub>1</sub>* se calque exactement sur les modalités de l'autosyndèse de la paire supplémentaire des parents. Tout se passe comme si l'on avait affaire à un seul et même chromosome que la spéciation aurait placé dans deux génomes différents de *Gossypium*.

— Pour les trois autres confrontations, l'homéologie chromosomique est nettement moins évidente. Elle s'appuie sur la similitude des modifications morphologiques induites, dont il n'est guère possible d'admettre qu'elle soit le seul résultat de convergences. Elle se confirme néanmoins par l'observation chez les plantes hybrides de rares cas d'appariement, toujours par un seul bras chromosomique.

— Les défauts d'appariement constatés chez certaines des *F<sub>1</sub>* entre races homéologues ne semblent pas résulter de la nature hybride de la paire de chromosomes en surnombre, mais paraissent là encore liés aux chromosomes en cause.

— Il existe des interactions entre, d'un côté les chromosomes additionnels, de l'autre côté ceux qui constituent *G. hirsutum*, ce qui peut induire une asyndèse partielle du génome tétraploïde.

7. — Les particularités, des races d'addition disomique complexe peuvent-elles fournir des informations sur la divergence chromosomique des génomes diploïdes de *Gossypium* ?

D'après les travaux de Douwes (1951), il n'y aurait que peu d'affinités chromosomiques entre les espèces *G. anomalum* et *G. stocksii*. Par la confrontation des lots chromosomiques complets, cet auteur n'a en effet trouvé qu'une moyenne de 2,7 bivalents sur les 13 possibles, avec au maximum 6 bivalents par cellule. Ainsi les chromosomes *anomalum* V et *stocksii* E seraient partie intégrante du lot s'appariant obligatoirement, les autres combinaisons décrites relevant alors des conjugaisons résiduelles. Il est toutefois permis de remettre en cause la valeur d'une méthode qui consiste à évaluer les relations individuelles entre chromosomes d'après leur taux d'appariement. Entre génomes différents, l'appariement dépend à la fois du degré d'homéologie et d'un contrôle génétique (DE WET et HARLAN, 1972 ; STEBBINS, 1971).

On pourrait alors imaginer qu'il existe tout d'abord un contrôle global de l'appariement du génome entier sous la dépendance d'un petit nombre de gènes dont l'effet serait très important. En surimpression de ce système viendrait un contrôle plus spécifique, agissant alors individuellement sur les chromosomes pour déterminer leur éventuelle conjugaison : pour qu'un tel système hypothétique se manifeste, il est au préalable nécessaire que les chromosomes destinés à s'apparier présentent un certain degré d'analogies structurales. On peut imaginer que ce contrôle spécifique serait de nature polygénique.

La forte asyndèse de la F<sub>2</sub> issue du croisement entre *G. anomalum* et *G. stocksii* pourrait fort bien résulter d'une toute autre cause qu'une disharmonie globale des génomes, peut-être moins distants qu'il n'y paraît.

Selon HUTCHINSON et al. (1947), à l'intérieur des divers groupes du genre *Gossypium*, la spéciation se serait essentiellement déroulée par accumulation de différences géniques, la différenciation chromosomique ne faisant quant à elle que peu de progrès.

La confrontation des races d'addition disomique peut conduire à une autre interprétation. En ce qui concerne des caractères apparemment simples, il n'est pas apparu qu'à partir d'un chromosome ancestral, les fonctions portées par celui-ci aient nettement divergé au cours de l'évolution. Il pourrait en aller différemment avec les analogies de structure dans la mesure où ces dernières sont réellement exprimées par le taux d'appariement. Dans l'affirmative, ceci montrerait une évolution inégale de chacun des chromosomes des espèces sauvages certains ayant divergé considérablement, d'autres moins.

### BIBLIOGRAPHIE SOMMAIRE

- ALLARD R.W., G.R. BABBEL, M.T. CLEGG et A.L. KAHLER, 1972. — Evidence of coadaptation in *Avena barbata*. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 69, 3043-3048.
- CLEGG M.T., R.W. ALLARD et A.L. KAHLER, 1972. — Is the gene the unit of selection? Evidence from two experimental populations. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 69, 2474-2478.
- COGNEE M., 1968. — Rôle de la pénétration des tubes polliniques dans les ovules et de la fécondation dans l'abscission des jeunes capsules de cotonniers. *Cot. Fib. trop.*, 23, 275-277.
- DEMARLY Y., 1972. — Commentaires sur les aptitudes à la combinaison. *Ann. Amélior. Plantes*, 22, 187-200.
- DE WET J.M.J. et J.R. HARLAN, 1972. — Chromosome pairing and phylogenetic affinities. *Taxon*, 21, 67-70.
- DOUWES H., 1931. — The cytological relationships of *Gossypium somalense* Gürke. *J. Genet.*, 50, 179-191.
- GRIFFING B., 1956. — Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crossing systems. *Austr. J. Biol. Sci.*, 9, 463-493.
- HAYMAN B.I., 1954. — The theory and analysis of diallel crosses. *Genetics*, 39, 789-809.
- HAYMAN B.I., 1957. — Interaction, heterosis and diallel crosses. *Genetics*, 42, 336-355.
- HAYMAN B.I., 1958. — The theory and analysis of diallel crosses. II. *Genetics*, 43, 63-85.
- HUTCHINSON J.B., 1955. — Sources of gene material for cotton. *Emp. Cott. Grow. Rev.*, 32, 102-107.
- HUTCHINSON J.B., R.A. SILOW et S.G. STEPHENS, 1947. — The evolution of *Gossypium*. Oxford Univ. Press, London, 160 pp.
- KAMMACHER P., 1965. — Étude des relations génétiques et Caryologiques entre génomes voisins du genre *Gossypium*. Thèse Doct. ès-sciences, Orsay, 133 pp.
- LEFORT P.L. et J. SCHWENDIMAN, 1974. — Étude d'un matériel d'origine triple-hybride *Gossypium hirsutum* × *G. arboreum* × *G. raimondii*. *Cot. Fib. trop.*, 29, 307-318, 405-435.
- PERNES J. et D. COMBES, 1968. — Les populations ivoiriennes naturelles de l'espèce *Panicum maximum* et les types analogues introduits. *Publ. O.R.S.T.O.M. Aditopodouné*.
- POISSON C., 1967. — Sur les possibilités de transfert de matériel génétique du cotonnier sauvage *Gossypium anomalum* (Wav. et Payr.) à l'espèce cultivée *G. hirsutum*. II. Création de lignées d'addition à 27 paires de chromosomes. *Cot. Fib. trop.*, 22, 401-415.
- POISSON C., 1970. — Contribution à l'étude de l'hybridation interspécifique dans le genre *Gossypium* : transfert de matériel génétique de l'espèce sauvage diploïde *Gossypium anomalum* à l'espèce cultivée tétraploïde *G. hirsutum*. Thèse Doct. ès-sciences, Orsay, 76 pp.
- SCHWENDIMAN J., 1974. — Mise en évidence de trois nouvelles homéologies chromosomiques entre *Gossypium anomalum* et *G. stocksii*. *Can. J. Genet. Cytol.*, 16, 871-881.
- STEBBINS G.L., 1971. — Chromosomal evolution in higher plants. Arnold ed., London, 216 pp.

### SUMMARY

In order to create new varieties suited to the ecological particularities of cotton culture in tropical Africa, various aspects of this problem were examined, this consisting of altering *Gossypium hirsutum* by introgression of genetic material derived from other cultivated species (*G. barbadense*) or wild species (*G. stocksii*) as in the present case.

The appropriate choice of plants in the F<sub>2</sub> generation of the cross between *G. hirsutum* and *G. barbadense* enabled hybrid lines to be stabilised solely by genetic filiation but subject to applying certain constraints. These show considerable genetic diversity: eight lines representative of the dispersion of the collection obtained are described and compared.



With the aid of marker genes, the existence of abnormal segregations (excess of recessive phenotype) and preferential associations (in favour of the parental formulae) was shown. The sterility of hybrid lines is due to the sometimes high ovule abortion rates, resulting from fertilisation failures. These arise from barriers which prevent the germination of pollen or the progression of pollen tubes. The genetic determination of fertility is explained by the utilisation of a few genic differences with mutual repressive effects between the genes derived from the two parental species, thereby ensuring the isolation of the generator of these. A study of the heredity of certain important quantitative characters by diallele crossing showed the importance of a general combining ability in the presence of multiple allelism, linkage and epistasy. A summary of genetic control information has been drawn up for each character. Various considerations suggest that the hybrid lines behave like specific entities.

Genetic manipulations effected during the crossing of *G. hirsutum* with *G. stocksii* enabled the progeny of a fertile and vigorous double trisomic plant to be

analysed (26 *II hirsutum* + 2 *I stocksii*). All the expected caryological types were encountered (with one exception) each of these corresponding to a particular phenotype. The supernumerary chromosomes remain active, but, when they co-exist, an interaction is superimposed onto the specific action of each of these. However, their structures and functions do not remain intact during meiosis. All the aneuploid configurations have disadvantages from the point of view of fertility and unfavourable agronomic characters. Several disomic addition strains were obtained in which chromosomes from the wild species *G. anomalum* or *G. stocksii*. Since some of them were similar, they were compared, and comparative caryological analyses carried out on the F1 generation and the parental addition strains. These analyses revealed that: the pairing of the supernumerary bivalent is generally attenuated, certain *anomalum* or *stocksii* chromosomes are completely interchangeable and conjugation of the supernumerary hybrid pair of chromosomes varies in accordance with the chromosomes involved. The validity of the pairing rate is discussed as an index for testing the chromosome affinities in hybrid species.

## RESUMEN

Con el fin de crear nuevas variedades adaptadas a las particularidades ecológicas del cultivo algodónero en Africa tropical, se han examinado diversos aspectos del problema que consiste en recomponer *Gossypium hirsutum* por introducción de material genético procedente de otras especies cultivadas (*G. barbadense*) o silvestre (*G. stocksii*) en el caso presente.

La selección apropiada de las plantas en la generación F2 del crecimiento entre *G. hirsutum* y *G. barbadense* permite, únicamente por filiación genealógica, pero gracias a ciertos imperativos, obtener la estabilización de linaje híbridos. Estos muestran una diversidad genética considerable; se describen y comparan 8 linajes representativos de la colección obtenida. Gracias a los genes marcadores, se ha mostrado la existencia de segregaciones anormales (exceso de fenotipo recesivo) y asociaciones preferenciales (en favor de las fórmulas parentales). La infertilidad de los linajes híbridos se debe a menudo a elevados porcentajes de aborto de los óvulos, consecuencia de los fracasos en la fecundación; estos resultan de las barreras que se oponen a la germinación del polen o a la progresión de los tubos polínicos. El determinismo genético de la fertilidad se explica por la puesta en aplicación de pocas diferencias genéticas, con efectos mutuos de represión entre los genes procedentes de dos especies parentales, que aseguran el aislamiento reproductor de estas. Un estudio de la herencia de ciertos caracteres cuantitativos importantes, por vía de cruces dialélos, ha mostrado la importancia de la aptitud general a la combinación, la presencia de alelismo múltiple, linaje y epistasia. Se establece una síntesis del control genético para cada uno de los caracteres. Diversas

consideraciones conducen a pensar que los linajes híbridos se comportan como entidades específicas.

Las manipulaciones genéticas efectuadas al proceder al cruce entre *G. hirsutum* y *G. stocksii*, han permitido analizar la descendencia de una planta trisómica doble (26 *II hirsutum* + 2 *I stocksii*), fértil y vigorosa.

Se ha tropezado con todos los tipos cariológicos posibles (excepto uno), correspondiendo cada uno de ellos a un fenotipo particular. Los cromosomas supernumerarios continúan siendo activos, pero a la acción propia de cada uno de ellos, se superpone una interacción cuando coexisten. Sin embargo, no mantienen sistemáticamente la integridad de sus estructuras y de sus funciones al pasar a través de la meiosis. Todas las constituciones aneuploides muestran una desventaja desde el punto de vista de la fecundidad y poseen caracteres agronómicos desfavorables. Se obtuvieron varias razas de adición disómica, en las cuales *G. hirsutum* resulta aumentado con cromosomas de las especies salvajes *G. anomalum* o *G. stocksii*. Como se podía establecer un paralelismo entre algunas de ellas, fueron confrontadas y el análisis cariológico de la F1 se hizo comparativamente con el de las razas de adición parentales. Este análisis reveló que el emparejamiento del bivalente supernumerario se encuentra generalmente atenuado; algunos cromosomas *anomalum* o *stocksii* son perfectamente intercambiables; la conjugación del par híbrido de cromosomas excedentes, varía según los cromosomas encausados. Se discute la validez del porcentaje de emparejamiento, como índice para efectuar el test de las afinidades cromosómicas en los híbridos de especies.